Vestnik zoologii, **43**(1): 51—58, 2009

УДК 594.382

ОСОБЕННОСТИ ВНУТРИ- И МЕЖПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ КОНХИОМЕТРИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ НАЗЕМНОГО МОЛЛЮСКА *BREPHULOPSIS CYLINDRICA* (GASTROPODA, PULMONATA, BULIMINIDAE)

С. С. Крамаренко

Николаевский государственный аграрный университет,
ул. Парижской коммуны, 9, Николаев, 54021 Украина
E-mail: KSSNAIL@rambler.ru

Принято 28 мая 2008

Особенности внутри- и межпопуляционной структуры конхиометрической изменчивости наземного моллюска *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae). Крамаренко С. С. — Отмечено наличие значительной внутрипопуляционной изменчивости конхиометрических признаков наземного моллюска *Brephulopsis cylindrica* Menke, 1828. В целом, внутрипопуляционная компонента изменчивости составляет около 1/5 суммы внутри- и межпопуляционной компонент изменчивости. Это свидетельствует о значительной структурированности конхиометрической изменчивости внутри континуальных популяций (метапопуляций) наземных моллюсков *B. cylindrica*, при этом чаще всего преобладает клинальная форма пространственной дифференциации. В некоторых случаях имело место явление, которое можно рассматривать в качестве конхиометрического «эффекта ареала», когда на однородной территории без видимой пространственной гетерогенности отмечается наличие внутрипопуляционной изменчивости между отдельными пробными площадками, расстояние между которыми весьма невелико, чтобы можно было принять ко вниманию гипотезу пространственной изолированности.

Ключевые слова: наземные моллюски, *Brephulopsis cylindrica*, структурированность популяций, пространственная автокорреляция, конхиометрический «эффект ареала», Северо-Западное Причерноморье, Украина.

Peculiarities of the Intra- and Inter-Population Structure of the Land Snail's *Brephulopsis Cylindrica* (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) Conchiometry Variability. Kramarenko S. S. — The substantial values of the intra-population variation conchiometry traits in the land snail's *Brephulopsis cylindrica,* Menke, 1828 are estimated. Generally, the intra-population shell size and shape variation components are nearly 1/5 from sum of the intra- and inter-population variability. Thus, peculiar spatial arrangement occurs for the conchiometry variability within continuos populations (metapopulations) of the land snail *B. cylindrica*, and a clinal pattern of the variation prevails. The "conchiometry area effect" is detected in same cases, when a presence of the intra-population subdivision of the shell size and shape occurs under absence of the apparent spatial heterogeneity and "isolation-by-distance" model cannot be received because of low dispersal ability of the land snail *B. cylindrica.*

Key words: land snail, *Brephulopsis cylindrica*, population spatial arrangement, spatial autocorrelation, conchiometry "area effect", North-Western Black Sea Coast, Ukraine.

Введение

Пространственная изменчивость в отношении морфологических признаков и частот генов характерна для многих видов растений и животных. Неравномерное распределение генетической изменчивости в пределах и между локальными популяциями обеспечивается мутационным процессом, дрейфом генов (вследствие ограниченности размеров популяций) и разным прессом естественного отбора, тогда как поток генов создает предпосылки к формированию их генетической гомогенности (Ehrlich, Raven, 1969; Endler, 1977; Slatkin, 1987).

Ранее нами на примере одной локальной популяции из г. Симферополя (Крым) было показано наличие значимой внутрипопуляционной мелкомасштабной подразделенности (без присутствия каких-либо видимых изолирующих барьеров) в отношении конхиологических признаков,

отражающих как размеры раковины, так и характер ее пигментации, на примере наземного моллюска *Brephulopsis bidens* (Крамаренко, 2006 а). Более того, для этой же популяции было отмечено и наличие хронологического непостоянства в отношении размеров и формы раковины (Крамаренко, 2006 б). Данным исследованием мы продолжаем начатую ранее работу по изучению особенностей формирования изменчивости конхиометрических признаков наземных моллюсков в пространстве и во времени.

Таким образом, целью настоящей работы был анализ процессов, обеспечивающих меж- и внутрипопуляционную дифференциацию на примере конхиометрической изменчивости наземного моллюска *Brephulopsis cylindrica* (Menke, 1828) в отсутствии видимых изолирующих барьеров.

Материал и методы

Материал. Объектом исследования были наземные моллюски *B. cylindrica* из трех локальных популяций, расположенных в г. Николаеве (Северо-Западное Причерноморье, Украина): популяции, обитающей на склоне железнодорожной насыпи на окраине парка Дубки; популяции, обитающей на лужайке вблизи парка Победы; популяции, расположенной вдоль железнодорожной насыпи вблизи нефтебазы.

В пределах каждой локальной популяции на протяжении трех лет исследования (2004, 2005 и 2006 гг.) были отобраны выборки моллюсков в пределах 10 пробных площадок. Выборки отбирались через каждые 7 м вдоль длинной стороны биотопа популяции. Места их отбора менялись в течение трех лет исследования. Каждая выборка содержала по 30 половозрелых живых особей (со сформированным отворотом губы устья) *B. cylindrica*.

На каждой раковине с помощью штангенциркуля измеряли два основных конхиометрических параметра (с точностью 0,05 мм): высоту раковины (ВР) и максимальную ширину раковины (ШР). В дальнейшем анализе использовались также два индекса формы раковины: ФР1 = ВР/ШР и ФР2 = lnВР/lnШР. Использование второго индекса обусловлено тем, что раковина моллюсков *B. cylindrica* представляет собой логарифмическую турбоспираль и индекс ФР2 может лучше отражать процессы ее формообразования (Попов, Крамаренко, 1994; Крамаренко, 1995).

Математико-статистические методы. Основным предметом исследования была изменчивость конхиометрических показателей раковины моллюсков *B. cylindrica* как в пределах каждой локальной популяции, так и между ними. Методом анализа этой изменчивости стало вычисление различных компонент вариансы зависимой переменной, оценки которых были получены с помощью алгоритмов дисперсионного анализа (ANOVA) и общей линейной модели (GLM).

Полная модель, которая была использована в анализе, содержала три фактора: фактор «год исследования» — *A* (три градации), фактор «популяция» — *B* (три градации) и фактор «пробная площадка» — *C* (десять градаций). Поскольку в различные годы исследования отбор проб моллюсков в пределах каждой популяции проводили на различных пробных площадках, то фактор «пробная площадка» оказался иерархически подчиненным двум первым (году исследования и популяции). Таким образом, данная модель имеет следующий вид:

$$y_{ijkl} = м + a_i + b_j + c_k\,(ab) + e_{ijkl}, \qquad (1)$$

где y_{ijkl} — значение зависимого признака; *м* — общее среднее; a_i — влияние *i*-го года исследования; b_j — влияние *j*-ой популяции; $c_k\,(ab)$ — влияние *k*-ой пробной площадки, исследованной в *i*-ый год в *j*-ой популяции; e_{ijkl} — ошибка *l*-ого наблюдения в *k*-ой пробной площадке *j*-ой популяции в *i*-ом году исследования.

Используя данную модель, были рассчитаны четыре компоненты вариансы зависимой переменной:

$$\sigma_y^2 = \sigma_a^2 + \sigma_b^2 + \sigma_{c(ab)}^2 + \sigma_e^2, \qquad (2)$$

используя алгоритм общей линейной модели (GLM).

В данной модели факторы (год, популяция и пробная площадка) рассматривались как случайные (модель II типа). Для оценивания компонент вариансы были использованы алгоритмы Г. Шеффе (1963). Для различных конхиометрических признаков, оценки компонент вариансы преобразовывали в относительные показатели (M_A, M_B, $M_{C\,(AB)}$), которые отражали долю влияния того или иного фактора на изменчивость зависимой переменной. Данные показатели отражают меру конхиометрической дифференциации (внутри или между отдельными популяциями) и являются аналогами величины M_{ST}, ранее предложенной М. Пфеннингером и Ф. Магниным (Pfenninger, Magnin, 2001). Для получения интервальной оценки этих величин был использован метод «складного ножа» — jackknifing (Эфрон, 1988).

Весь статистический анализ проведен с помощью модуля «Компоненты вариансы» (Variance Components) ППП STATISTICA v. 5.5, модуля «Общая линейная модель» (GLM) ППП NCSS 2003 и модуля «Ресамплинг-процедуры» (Resample) ППП S—Plus 2000.

Наличие/отсутствие пространственной структурированности в изменчивости конхиометрических признаков в пределах исследуемых популяций определяли на основе оценок коэффициента пространственной автокорреляции Морана (I_M) для различных лагов (7, 14, 21, 28 и 35 м). Уровень значимости коэффициента Морана определяли с помощью permutation-процедуры (1000 повторов). Все расчеты проведены с помощью программы ROOKCASE (Sawada, 1999).

Результаты и обсуждение

В таблице 1 приведены оценки соответствующих компонент вариансы для трех использованных факторов. Изменчивость конхиометрических признаков наземного моллюска *B. cylindrica* в большей степени определялась величиной межпопуляционной компоненты их вариансы. При этом межпопуляционные различия определяли изменчивость по ширине раковины на 43,45%, по ФР2 на 31,86%, по ФР1 на 19,89% и по высоте раковины на 16,43%.

Внутрипопуляционная компонента изменчивости невысока (от 5,39% для ВР до 8,74% для ШР), однако для всех использованных конхиометрических признаков достоверно превышала нуль (табл. 1).

Благодаря линейности модели (1), можно рассчитать не только оценки отдельных компонент вариансы зависимого признака, но и суммировать отдельные компоненты. Например, в целом меж- и внутрипопуляционная компоненты вариансы описывают от 21,82% (для ВР) до 52,19% (для ШР) суммарной изменчивости признака. При этом доля внутрипопуляционной изменчивости среди суммы меж- и внутрипопуляционной для различных признаков раковины моллюска *B. cylindrica* оказывается близкой и варьирует от 16,75% (для ШР) до 21,20% (для ФР1). Следовательно, внутрипопуляционная компонента составляет около 1/5 части суммы меж- и внутрипопуляционной.

Если принять фактор *A* (год исследования) в модели (1) постоянным, соотношение внутри- и межпопуляционной компонент вариансы зависимой переменной можно проанализировать за три последовательных года исследования (2004, 2005 и 2006 гг.) по отдельности (табл. 2). Таким образом, доля изменчивости, приходящаяся суммарно на внутри- и межпопуляционную компоненты варьируют из года в год в относительно широких границах: от 11,80 до 25,51% для высоты раковины, от 51,89 до 58,00% для ширины раковины, от 23,91 до 27,83% для ФР1 и от 34,80 до 43,95% для ФР2. При этом отмечена высокая согласованность между описываемой долей изменчивости для различных признаков раковины в различные годы исследования (коэффициент конкордации: $W = 0{,}911$; $p = 0{,}042$).

Внутрипопуляционная компонента варьирует в достаточно узких пределах — от 1,50% (для ВР в 2006 г.) до 9,97% (для ШР в 2004 г.).

В трех случаях из 12 (четыре признака для каждого из трех лет исследования) оценки компонент вариансы для фактора «пробная площадка» достоверно не отличались от нуля. Напротив, оценки компонент вариансы для фактора «популяция» во всех случаях имели высокий уровень значимости (табл. 2). При этом относительный вклад внутрипопуляционной изменчивости в сумме меж- и внутрипопуляционной компонент вариансы изменяется как для различных конхиометрических признаков, так и для различных лет исследования: для высоты

Таблица 1. Оценки компонент вариансы конхиометрических признаков моллюска *B. cylindrica*
Table 1. Variance component values of the land snail's *B. cylindrica* conchiometry traits

Признак раковины	Фактор (компонента вариансы)		
	Год (M_A)	Популяция (M_B)	Пробная площадка ($M_{C(AB)}$)
ВР	0,0052 ± 0,0422	***0,1643*** ± 0,0911	***0,0539*** ± 0,0177
ШР	0,0122 ± 0,0534	***0,4345*** ± 0,1148	***0,0874*** ± 0,0216
ФР1	0,0194 ± 0,0386	***0,1989*** ± 0,0744	***0,0535*** ± 0,0173
ФР2	0,0202 ± 0,0575	***0,3186*** ± 0,1065	***0,0772*** ± 0,0198

Примечание. Обозначение признаков см. в рубрике Материал и методы. Жирным курсивом выделены оценки факториальных компонент вариансы, достоверно превышающие нуль. Оценки компонент и их статистические ошибки получены методом «складного ножа» (jackknifing).

Таблица 2. **Оценки меж- и внутрипопуляционной компонент варианcы (при фиксированном факторе «год») конхиометрических признаков моллюска *B. cylindrica* в течение трех лет исследования**

Table 2. Inter- and intra-population variance component values (under fixed "year" factor) of the land snail's *B. cylindrica* conchiometry traits during 2004–2006

Год	Признак раковины	Фактор (компонента вариансы)		
		Популяция (M_B)	Пробная площадка ($M_{C\,(AB)}$)	Популяция + пробная площадка ($M_{[B+C\,(AB)]}$)
2004	ВР	0,0564 ± 0,0306	***0,0611*** ± 0,0246	***0,1180*** ± 0,0383
	ШР	***0,4775*** ± 0,0746	***0,0997*** ± 0,0251	***0,5800*** ± 0,0666
	ФР1	***0,2237*** ± 0,0405	0,0201 ± 0,0110	***0,2783*** ± 0,0375
	ФР2	***0,3994*** ± 0,0552	***0,0395*** ± 0,0144	***0,4395*** ± 0,0480
2005	ВР	***0,2478*** ± 0,0540	0,0246 ± 0,0149	***0,2721*** ± 0,0538
	ШР	***0,4402*** ± 0,0647	***0,0817*** ± 0,0226	***0,5189*** ± 0,0565
	ФР1	***0,1924*** ± 0,0489	***0,0467*** ± 0,0151	***0,2391*** ± 0,0467
	ФР2	***0,2778*** ± 0,0583	***0,0699*** ± 0,0214	***0,3480*** ± 0,0536
2006	ВР	***0,2402*** ± 0,0482	0,0150 ± 0,0139	***0,2551*** ± 0,0573
	ШР	***0,4424*** ± 0,0571	***0,0769*** ± 0,0226	***0,5179*** ± 0,0493
	ФР1	***0,1971*** ± 0,0527	***0,0669*** ± 0,0185	***0,2637*** ± 0,0533
	ФР2	***0,2842*** ± 0,0609	***0,0939*** ± 0,0234	***0,3780*** ± 0,0600

Примечание. См. табл. 1.

раковины — от 5,8 до 52,2%, для ширины раковины — от 14,6 до 17,7%, для ФР1 — от 19,5 до 25,3%, и для ФР2 — от 9,1 до 24,8%.

В таблице 3 приведены оценки компонент вариансы только для внутрипопуляционной изменчивости для различных конхиометрических признаков моллюска *B. cylindrica* из различных популяций в течение трех лет исследования.

Таблица 3. **Оценки компонент вариансы ($M_{C\,(AB)}$) для внутрипопуляционной изменчивости (при фиксированных факторах «год» и «популяция») для различных конхиометрических признаков моллюска *B. cylindrica* из различных популяций в течение трех лет исследования**

Table 3. Intra-population variance component values ($M_{C\,(AB)}$) (under fixed "year" and "population" factors) of the land snail's *B. cylindrica* conchiometry traits during 2004–2006

Год	Популяция	Признак раковины			
		ВР	ШР	ФР1	ФР2
2004	Парк Дубки	0,0239 ± 0,0294	***0,1276*** ± 0,0625	0,0580 ± 0,0328	***0,1007*** ± 0,0327
	Парк Победы	0,0108 ± 0,0197	***0,1366*** ± 0,0639	0,0302 ± 0,0230	0,0703 ± 0,0411
	Нефтебаза	***0,1529*** ± 0,0526	***0,2975*** ± 0,0659	0	0,0436 ± 0,0306
2005	Парк Дубки	0,0956 ± 0,0495	***0,1690*** ± 0,0471	***0,0848*** ± 0,0262	***0,1110*** ± 0,0533
	Парк Победы	0	***0,2027*** ± 0,0663	***0,0929*** ± 0,0347	***0,1591*** ± 0,0471
	Нефтебаза	0,0131 ± 0,0272	0,0740 ± 0,0519	0	0,0151 ± 0,0192
2006	Парк Дубки	0,0706 ± 0,0557	***0,1954*** ± 0,0542	***0,1071*** ± 0,0409	***0,1578*** ± 0,0499
	Парк Победы	0,0012 ± 0,0141	***0,1939*** ± 0,0789	0,0857 ± 0,0526	***0,1560*** ± 0,0768
	Нефтебаза	0	0,0435 ± 0,0291	***0,0675*** ± 0,0216	***0,0803*** ± 0,0262
	$\overline{X} \pm SE_{\overline{X}}$	***0,0416***± 0,0173	***0,1605*** ± 0,0232	***0,0586*** ± 0,0122	***0,0991*** ± 0,0170
	95% CI	[0,0146; 0,0832]	[0,1183; 0,2069]	[0,0332; 0,0796]	[0,0640; 0,1298]

Примечание. См. табл. 1. Отрицательные оценки компонент вариансы заменены нулем. Общее среднеарифметическое, его статистическая ошибка и 95%-ный доверительный интервал (CI) получены bootstrap-методом (1000 реплик).

В целом для высоты раковины лишь один раз из девяти (три популяции, проанализированные в течение трех лет исследования) отмечается наличие значимой внутрипопуляционной дифференциации — в 2004 г. для популяции «Нефтебаза» (15,29%). Для остальных конхиометрических признаков, напротив, внутрипопуляционная дифференциация выражена в гораздо большей степени (табл. 3). Для ширины раковины уровень внутрипопуляционной дифференциации (если рассматривать только достоверные оценки) варьировал от 12,76% до 29,75%. В среднем оценка внутрипопуляционной компоненты варианcы составляет 16,05%.

Таким образом, на фоне отсутствия видимых изолирующих барьеров нами отмечено наличие значительной внутрипопуляционной изменчивости конхиометрических признаков наземного моллюска *B. cylindrica*. Причем в большей степени это касается показателей, отражающих форму раковины и лишь в меньшей степени — ее размеры. В целом внутрипопуляционная компонента составляет около 1/5 суммы внутри- и межпопуляционной компонент изменчивости. Это свидетельствует о значительной структурированности конхиометрической изменчивости внутри континуальных популяций (метапопуляций) наземного моллюска *B. cylindrica*.

Кроме того, анализ пространственной структурированности конхиометрической изменчивости в пределах исследованных популяций свидетельствует о том, что чаще всего преобладает именно клинальная форма пространственной неоднородности. Об этом свидетельствуют формы коррелограмм, полученные для различных лагов (рис. 1). Так, из 36 достоверных оценок коэффициента пространственной автокорреляции Морана, 13 значений имели положительный знак и 23 — отрицательный. Однако соотношение положительных и отрицательных оценок коэффициента Морана для различных лагов (7, 14, 21, 28 и 35 м) имели ярко выраженную непропорциональность. Из 13 положительных оценок 10 были получены для лага в 7 м, две — для лага в 14 м и одна — для лага в 28 м. Тогда как для 23 отрицательных оценок лишь одна оценка была получена для лага в 7 м, одна — для лага в 14 м, четыре — для лага в 21 м, шесть — для лага в 28 и наконец 11 — для лага в 35 м (рис. 1). Таким образом, положительная пространственная автокорреляция в отношении изменчивости конхиометрических признаков моллюсков *B. cylindrica* имеет место чаще всего для близких дистанций (7–14 м), и, напротив, ярко выраженная отрицательная пространственная автокорреляция — для дальних дистанций (28–35 м). Такая закономерность в распределении оценок коэффициентов пространственной автокорреляции свидетельствует о формировании более или менее выраженных клин в отношении конхиометрической изменчивости. Аналогичная картина была отмечена ранее при анализе микропространственной конхиометрической изменчивости пресноводной гастроподы *Potamopyrgus antipodarum* (Haase, 2003).

Однако иногда достоверные оценки внутрипопуляционной дифференциации имели место в отсутствии ярко выраженных клин, причем в большинстве случаев случайные пространственные изменения касались ширины раковины. И лишь в трех случаях данный феномен имел место для индексов формы раковины (табл. 3; рис. 1).

Данное явление можно рассматривать как проявление конхиометрического «эффекта ареала», когда на однородной территории без видимой пространственной гетерогенности отмечается наличие внутрипопуляционной изменчивости между отдельными пробными площадками. При этом расстояние между ними весьма невелико (5–7 м), чтобы можно было принять ко вниманию гипотезу пространственной изолированности вследствие низкой локомоторной активности данного вида моллюсков (Крамаренко, 1997).

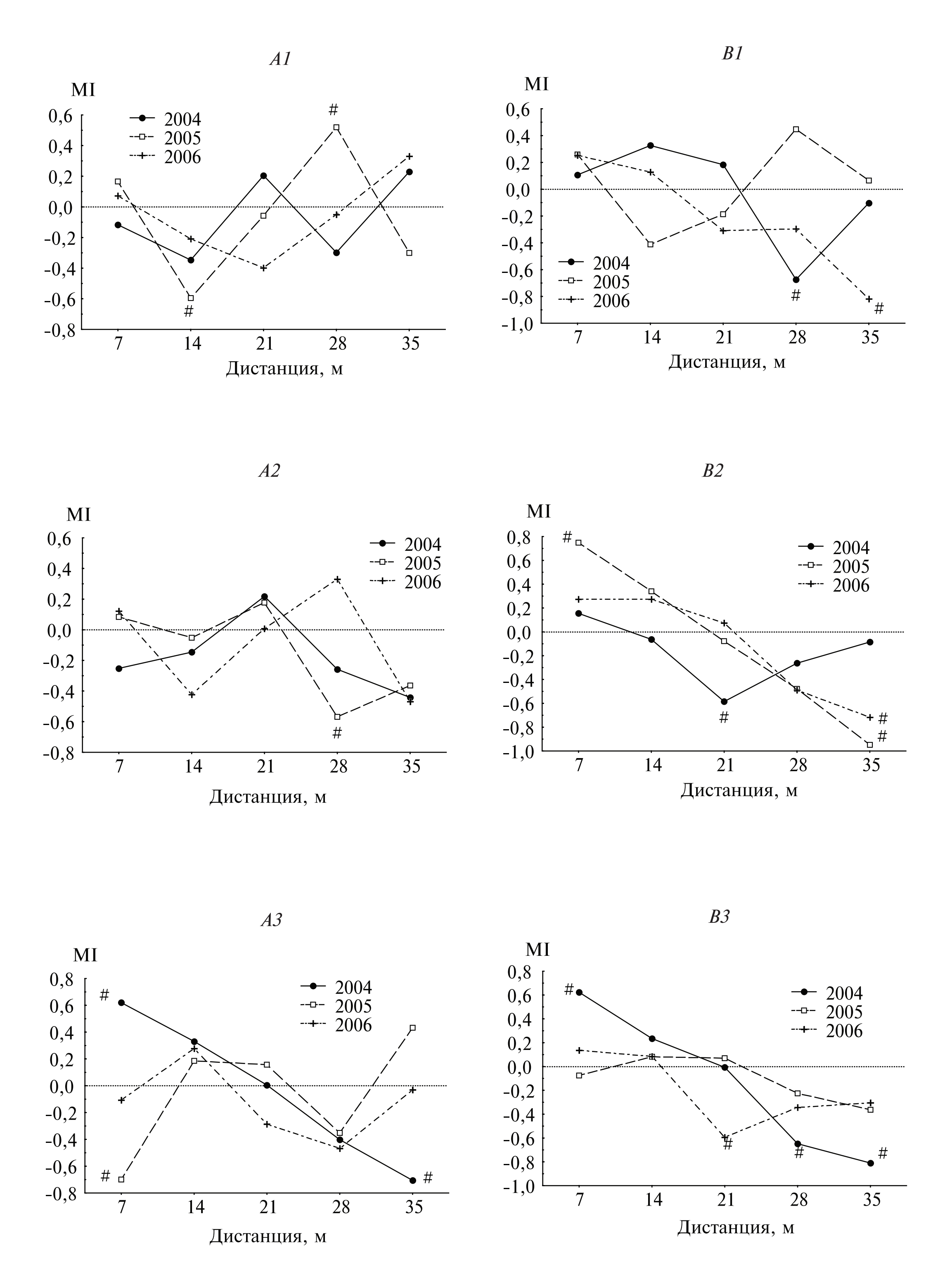


Рис. 1. Оценки индекса Морана в отношении конхиометрической изменчивости моллюсков *B. cylindrica* из трех изученных популяций (*1* — парк Дубки, *2* — парк Победы, *3* — нефтебаза) в течение трех лет исследования: *A* — высота раковины; *B* — ширина раковины.

Fig. 1. Spatial autocorrelation index Moran's values (I_M) for conchiometry traits of the *B. cylindrica* land snail from different populations (*1* — "Dubki" park; *2* — "Park Pobedy"; *3* — oil-depository) during 2004–2006: *A* — Shell Height; *B* — Shell Weight.

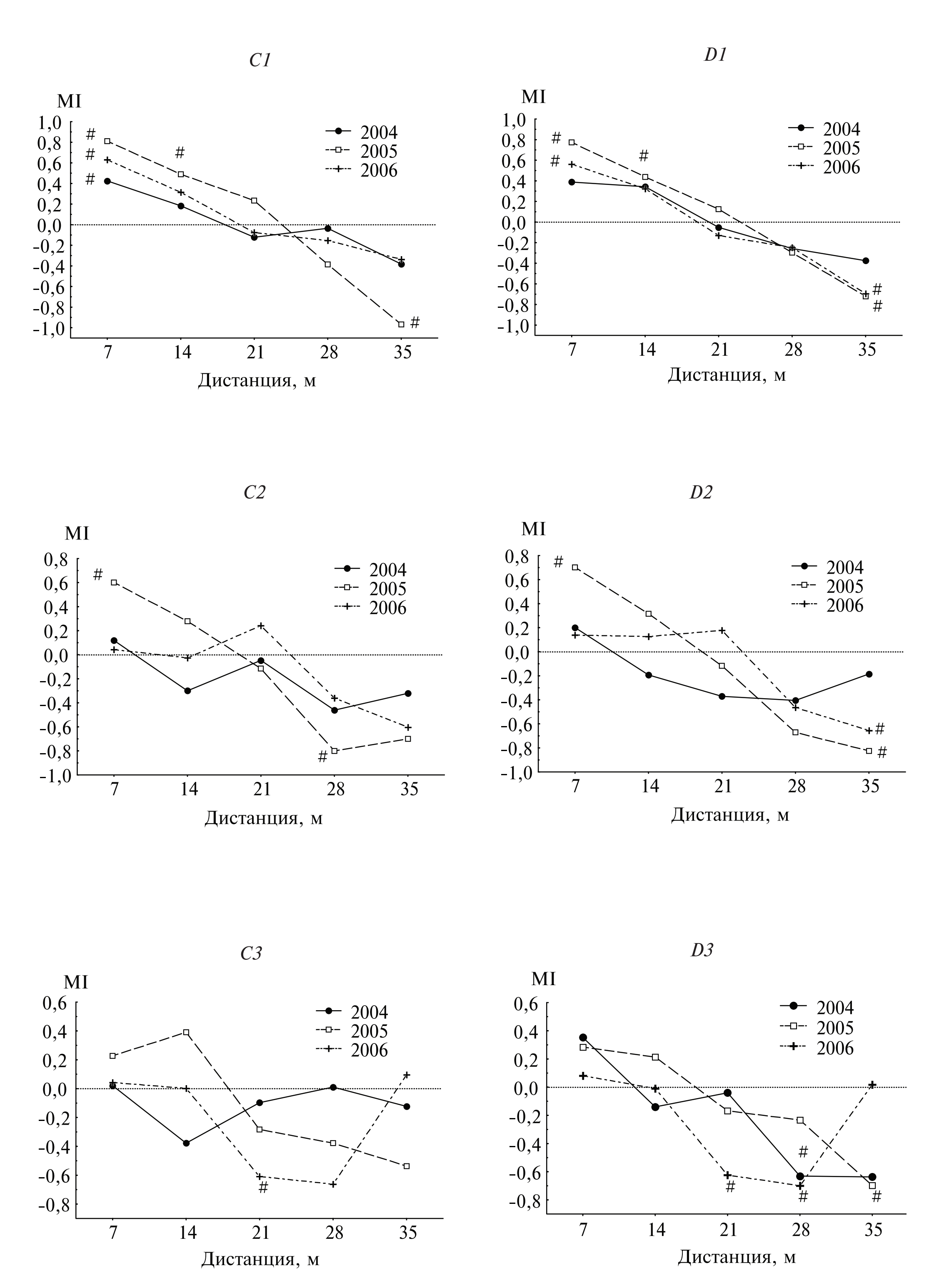


Рис. 1. Оценки индекса Морана в отношении конхиометрической изменчивости моллюсков *B. cylindrica* из трех изученных популяций (*1* — парк Дубки, *2* — парк Победы, *3* — нефтебаза) в течение трех лет исследования: *C* — индекс ФР1; *D* — индекс ФР2.

Fig. 1. Spatial autocorrelation index Moran's values (I_M) for conchiometry traits of the *B. cylindrica* land snail from different populations (*1* — "Dubki" park; *2* — "Park Pobedy"; *3* — oil-depository) during 2004–2006: *C* — index ShellShape1; *D* — index ShellShape.

Заключение

На фоне отсутствия видимых изолирующих барьеров нами отмечено наличие значительной внутрипопуляционной изменчивости конхиометрических признаков наземных моллюсков *B. cylindrica*. В целом внутрипопуляционная компонента составляет около 1/5 суммы внутри- и межпопуляционной компонент изменчивости. Это свидетельствует о значительной структурированности конхиометрической изменчивости внутри континуальных популяций (метапопуляций) наземных моллюсков *B. cylindrica*.

Анализ пространственной структурированности конхиометрической изменчивости в пределах исследованных популяций свидетельствует о том, что чаще всего преобладает клинальная форма пространственной неоднородности.

Выражаю благодарность И. В. Довгалю (Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев), И. М. Хохуткину и М. Е. Гребенникову (Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, РФ) за замечания и консультации, способствовавшие улучшению рукописи.

Крамаренко С. С. Фенотипическая изменчивость крымских моллюсков рода Brephulopsis Lindholm (Gastropoda; Pulmonata; Buliminidae) : Дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1995. — 125 с.

Крамаренко С. С. Некоторые аспекты экологии наземных моллюсков Brephulopsis cylindrica (Gastropoda, Buliminidae) // Вестн. зоологии. — 1997. — **31**, № 4. — С. 51–54.

Крамаренко С. С. Анализ внутрипопуляционной дифференциации [на примере фенетической изменчивости наземного моллюска Brephulopsis bidens (Gastropoda: Pulmonata; Buliminidae)] // Еколого-функціональні та фауністичні аспекти дослідження молюсків, їх роль в біоіндикації стану навколишнього середовища : Зб. наук. пр.— Житомир : Вид-во ЖДУ ім. І. Франка, 2006 а — Вип. 2 — С. 165–169.

Крамаренко С. С. Особенности внутрипопуляционной конхиометрической изменчивости наземного моллюска Brephulopsis bidens (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) // Вестн. зоологии. — 2006 б. — **40**, № 5.— С. 445–451.

Попов В. Н., Крамаренко С. С. О межвидовых различиях характера роста раковин наземных моллюсков рода Brephulopsis (Gastropoda, Buliminidae) Крыма // Вестн. зоологии. — 1994. — № 4–5. — С. 3–7.

Шеффе Г. Дисперсионный анализ. — М. : Физматгиз, 1963. — 628 с.

Эфрон Б. Нетрадиционные методы многомерного статистического анализа. — М. : Финансы и статистика, 1988. — 263 с.

Ehrlich P. R., Raven P. H. Differentiation of populations // Science. — 1969. — **165**. — P. 1228–1232.

Endler J. A. Geographic Variation, Speciation, and Clines. — Princeton (NJ) : Princeton Univ. Press, 1977.

Haase M. Clinal variation in shell morphology of the freshwater gastropod Potamopyrgus antipodarum along two hill-country streams in New Zealand // J. Roy. Soc. New Zealand. — 2003. — **33**. — P. 549–560.

Pfenninger M., Magnin F. Phenotypic evolution and hidden speciation in Candidula unifasciata ssp. (Helicellinae, Gastropoda) inferred by 16S variation and quantitative shell traits // Mol. Ecol. — 2001. — **10**. — P. 2541–2554.

Sawada M. ROOKCASE: An Excel 97/2000 Visual Basic (VB) Add-In for exploring global and local spatial autocorrelation // Bull. Ecol. Soc. America. — 1999. — **80**. — P. 231–234.

Slatkin M. Gene flow and the geographic structure of natural populations // Science. — 1987. — **236**. — P. 787–792.